УДК 576.895.122

ПРИРОДА ГЕРМИНАЛЬНОЙ МАССЫ (ГОНАДЫ) ПАРТЕНИТ ТРЕМАТОД (TREMATODA)

© Н. П. Исакова

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена
Санкт-Петербург, 191186
E-mail: i_np@mail.ru

Поступила 14.09.2011

Прослежена динамика размножения редий *Notocotylus imbricatus* (сем. Notocotylidae), *Echinostoma caproni* (сем. Echinostomatidae), *Sphaeridiotrema globulus* и *Psilotrema tuberculata* (сем. Psilostomatidae) (Исакова, 2011). Подтверждено, что формирование генеративных клеток (ГК) редий всех генераций происходит в герминальной массе (ГМ) и только в результате пролиферации и последующей дифференцировки недифференцированных клеток. Анализ литературных данных и результаты собственных исследований показали, что у партенит всех генераций герминальная масса закладывается в заднем конце тела. В подавляющем большинстве случаев обособление зачатка герминальной массы наблюдается в процессе морфогенеза партенит. Процесс размножения редий заканчивается к моменту начала отрождения партенитами особей следующего поколения: к этому времени редии перестают продуцировать новые генеративные клетки и играют лишь роль выводковой камеры.

Исходно партениты обладали гонадой погруженного типа (созревающие и зрелые ГК непосредственно контактировали с паренхимой). Далее в процессе эволюционного развития герминальная масса стала обособляться от окружающих ее соматических структур благодаря появлению звездчатых клеток.

Ключевые слова: партениты, редии, размножение, герминальная масса, Echinostomatidae, Psilostomatidae, Notocotylidae.

До сих пор множество споров вызывают вопросы, связанные со становлением классов паразитических платод и их филогенетические связи между собой и с турбелляриями. Положение трематод в системе Neodermata определяется в первую очередь взглядами на природу и происхождение их жизненного цикла.

В этой связи актуальным становится решение вопроса: являются редии и спороцисты половым поколением или бесполым. Начало дискуссии было положено еще в конце XIX в. Первой была сформулирована гипотеза метагенеза (Steenstrup, 1842), согласно которой размножение редий и спороцист представляет собой почкование. Позднее было высказано мнение, что развивающиеся внутри моллюска генерации трематод размножаются партеногенетически, соответственно жизненный цикл в этом случае толкуется как гетерогония (Grobben, 1882; Leuckart, 1882). Обе гипотезы имеют своих последователей. Однако на современном этапе несколько изменились акценты. С одной стороны, продолжается спор о том, является размножение редий и спороцист партеногенетическим или же это почкование. С другой стороны, разногласия основаны на разном восприятии явления партеногенеза.

Разрешение этих споров требует детального изучения механизма размножения редий и спороцист, в том числе способа и места закладки генеративных клеток. Ряд авторов признает возможность их возникновения в любом участке стенки тела (Cary, 1909; Whitfield, Evans, 1983, и др.). Другие считают, что единственным органом размножения спороцист и редий, в котором происходит пролиферация генеративных клеток, является герминальная масса (см.: Dobrovolskij, Ataev, 2003).

Таким образом, необходимы дополнительные исследования структуры и динамики функционирования герминальных масс (ГМ). При этом среди дочерних поколений партенит для решения вышеизложенных вопросов предпочтительнее редии, сохранившие целый набор архаичных признаков (см.: Galactionov, Dobrovolskij, 2003).

ПРИРОДА РАЗМНОЖЕНИЯ ПАРТЕНИТ

На протяжении длительной истории изучения жизненных циклов трематод исследователей волновал вопрос о сути этого явления. Уже в первых работах авторы приводят свои взгляды на природу жизненного цикла дигеней и выдвигают предположения о возможных путях его становления. Тем не менее до сих пор среди зоологов нет единого мнения по этому поводу.

Можно выделить 3 наиболее популярных в прошлом взгляда на природу жизненного цикла дигеней: гипотеза метагенеза, гипотеза гетерогонии и гипотеза Брукса. Первой была сформулирована гипотеза метагенеза (Steenstrup, 1842), согласно которой размножение редий и спороцист представляет собой почкование. Позднее появилась альтернативная точка зрения: редии и спороцисты размножаются партеногенетически, т. е. формирующиеся в них генеративные клетки (ГК) представляют собой яйцеклетки, способные приступать к дроблению без оплодотворения. Соответственно жизненный цикл в этом случае трактуется как гетерогония (Grobben, 1882; Leuckart, 1882; Faust, 1917, и др.). Сторонники этой гипотезы были уверены в наличие у партенит яичников, описание которых представлялось делом времени. Автор третьей гипотезы — Брукс — рассматривал жизненный цикл трематод как растянутый онтогенез особей одного поколения, сопровождающийся сложным метаморфозом. Увеличение числа редий и спороцист и последующее формирование церкарий, по его мнению, — результат полиэмбрионии в рамках одного онтогенеза. Таким образом, Брукс предполагал, что в ходе жизненного цикла трематод реализуется «непрерывность зачаткового пути», имея в виду преемственность пропагативных клеток на протяжении индивидуального развития (Brooks, 1930). В дальнейшем было показано, что ко времени образования зародышевой мембраны невозможно проследить судьбу пропагативной клетки (см.: Добровольский и др., 1983). Это обстоятельство поставило под сомнение гипотезу непрерывности зачаткового пути. Также не была доказана возможность полиэмбрионии у партенит.

Остановимся более подробно на гипотезах метагенеза и гетерогонии. Важно отметить, что последняя объединила зоологов, имеющих разные представления о форме партеногенеза у партенит трематод. Поскольку достоверно была показана диплоидность клеточного состава редий и спороцист (Bednarz, 1962; Haight et al., 1977a, в), партеногенез у них может протекать в форме аутомиксиса или апомиксиса. Соответственно последователи гипотезы гетерогонии разделились на сторонников мейотического и амейотического партеногенеза редий и спороцист. Первые утверждали, что в процессе созревания ГК партенит наблюдается мейоз. При этом отделяется направительное тельце, которое в последствии сливается с ГК. В соответствии с мнением сторонников амейотической формы партеногенеза редий и спороцист созревание ГК сохраняют исходный диплоидный набор хромосом.

Попытки найти мейоз у спороцист и редий предпринимались неоднократно. Интерес к этой проблеме легко объяснить: если мейоз (или его «следы») имеет место в процессе созревания ГК, то неизбежно признание их половой природы. Многим ученым не удалось обнаружить ни мейоза, ни его «следов» (Mathias, 1925; Brooks, 1930; Chen, 1937, и др.). В то же время в ряде работ приводится описание направительных телец (Cary, 1909; Faust, 1917, и др.) или картин, напоминающих подготовку к редукционному делению (Khalil, Cable, 1968). Однако позднее было показано, что во всех подобных случаях мы имеем дело с ошибочными трактовками микроскопических картин (см.: Haight et al., 1977a, в; Добровольский, Мухаммедов, 1979; Dobrovolskij, Ataev, 2003).

Отсутствие делений созревания у партенит неудивительно, если учесть, что в яичнике марит, размножающихся путем полноценного амфимиксиса, мейоз отсутствует. Яйцеклетки мариты и зрелые ГК партенит представляют собой ооциты 1-го порядка. Эти клетки имеют и большое морфологическое сходство. Различия сводятся лишь к тому, что ГК спороцист и редий непосредственно приступают к дроблению, а в ооциты 1-го порядка сначала проникает спермий, и только потом осуществляется деление созревания, после завершения которого происходит слияние мужского и женского ядер. Далее образующаяся зигота приступает к дроблению.

Таким образом, размножение редий и спороцист представляет собой диплоидный апомиктический партеногенез (апиомиксис). К дроблению в этом случае приступает ооцит 1-го порядка, функциональное созревание которого не сопровождается мейозом.

Остановимся еще на одной проблеме современного этапа развития представлений о способе размножения редий и спороцист — разном восприятии явления партеногенеза. С генетической точки зрения диплоидный апомиктический партеногенез не отличается от бесполого размножения: в основе того и другого лежит один механизм — митоз, в процессе которого не происходит рекомбинации хромосом. Это обстоятельство во многом и объясняет широкое распространение среди зарубежных паразитологов мнения о бесполом размножении редий и спороцист. Иными словами произошла подмена понятий: если нет доказательств в пользу амфимиксиса, то размножение носит агамный характер. Именно к такому выводу пришли Уитфилд и Эванс (Whitfield, Evans, 1983), которые вслед за Кларком (Clark, 1974) признали, что редии и спороцисты размножаются почкованием, при котором формирование почек происходит за счет деления диплоидных тотипотентных клеток. При этом они упустили важную деталь: ГК после завершения созревания приступают к дроблению. В то время как бесполое размножение в форме почкования, во-первых, никогда не начинается с одной клетки, во-вторых, при формировании почки никогда не наблюдается эмбриогенез — только морфогенез. Соответственно мы не можем трактовать размножение спороцист и редий как исходно агамный процесс.

Уникальность сложившейся ситуации заключается также в том, что при решении конкретных паразитологических задач вопросы, связанные с природой размножения редий и спороцист, отходят на второй план. Вследствие этого многие зарубежные исследователи, не вдаваясь в подробности спора сторонников половой и агамной природы размножения внутримоллюсковых генераций трематод, считают их бесполым поколением.

Исследователи, уделяющие внимание природе партеногенетического размножения, рассматривают его как исходно половое: возникновение апомиктического партеногенеза у редий и спороцист — результат длительной эволюции, в процессе которой произошла утрата амфимиксиса, исходно присущего их предкам.

ИСТОЧНИК ГЕНЕРАТИВНЫХ КЛЕТОК

Существует еще один нерешенный вопрос: каков источник ГК? Одни исследователи считают возможным развитие ГК из соматических или стволовых клеток в любом участке тела (Cary, 1909; Dubois, 1929; James, Bowers, 1967; Whitfield, Evans, 1983, и др.). Их противники утверждают, что ГК партенит специализируются из недифференцированных клеток (НК) полового зачатка, локализованных в ГМ. В этом случае признается гомологичность ГМ партенит и гонады мариты (Добровольский и др., 1983; Атаев, 2000; Dobrovolskij, Ataev, 2003). Полученные нами данные позволяют обсудить эту проблему.

В теле развивающегося зародыша присутствуют многочисленные НК. Бóльшая часть из них дает начало соматическим клеткам. Параллельно с этим процессом в заднем конце тела зародыша довольно рано начинают дифференцироваться ГК. Они вместе с несколькими НК обособляются в половой зачаток (Исакова, 2011, рис. 5). В дальнейшем формирование ГК и структурных клеток ГМ происходит только в результате специализации НК, входящих в состав этого образования. Об этом, в частности, свидетельствует тот факт, что мультипликация генеративных элементов в редиях возможна только в рамках ГМ (см.: Исакова, 2008). Кроме того, завершение размножения редий изученных видов связано с исчезновением НК в их герминальных массах. Таким образом, НК, входящие в состав ГМ, мы выделяем в особую субпопуляцию малодифференцированных клеток, способных к пролиферации, но имеющих ограниченные потенции к дифференциации. В результате их специализации образуются ГК и структурные клетки ГМ.

Итак, ГМ являются единственным центром пролиферации клеток-предшественников ГК редий.

ЗАКЛАДКА ГЕРМИНАЛЬНОЙ МАССЫ

Полученные нами данные (Исакова, 2011) позволяют также утверждать, что независимо от локализации ГМ у зрелых редий, ее закладка всегда приурочена к заднему концу тела. Зачаток ГМ, расположенный позади зачатка кишки, представляет собой скопление НК и созревающих ГК. Позднее на его переднем конце становятся видны несколько зрелых ГК и ранних эмбрионов (см.: Исакова, 2011, рис. 3, 5). В процессе формирования схизоцеля группа ГК и НК обособляется от окружающей ее паренхимы звездчатыми клетками и дает начало ГМ. Дальнейшая ее судьба может быть различной. У одних редий в период активного размножения ГМ сохраняет исходное заднее положение. У других партенит с возрастом ГМ оказывается смещенной вперед.

Ранее уже было показано, что подобным образом закладывается генеративный зачаток материнского поколения партенит. ГМ (или ее зачаток) мирацидиев всех изученных в этом отношении семейств трематод обычно занимает заднее положение (Ameel et al., 1953; Dönges, 1973; Добровольский и др., 1983; Ataev et al., 2001, и др.). Важно отметить, что не только у партенит, но и у личинок гермафродитного поколения зачаток половой системы обособляется в задней части тела (в постацетабулярном отделе) (Галактионов, Добровольский, 1987). Соответственно можно сделать вывод о первичности закладки половой системы трематод в заднем конце тела.

Формирование герминального материала дочерних поколений партенит начинается очень рано — в процессе морфогенеза. На завершающих этапах эмбрионального развития зачаток ГМ представлен НК и несколькими ГК. Первые эмбрионы, как правило, также появляются еще до рождения партениты. Таким образом, не только закладка, но и начало функционирования ГМ приурочены к периоду эмбрионального развития редий. Это характерно и для материнских спороцист большинства видов трематод. Исключением являются наиболее специализированные представители плагиорхиид: их мирацидии обладают зачатком ГМ, представленным только НК (см.: Добровольский и др., 2000). Вероятно, ранее достижение половой зрелости было характерно для партенит уже на первых этапах эволюции трематод.

ДИНАМИКА РАЗМНОЖЕНИЯ РЕДИЙ

Дочерние генерации партенит разных видов существенно отличаются на момент рождения по составу герминального материала. Новорожденные редии семейств Echinostomatidae и Notocotylidae содержат несколько эмбрионов (Cort et al., 1948; наши данные). При этом новорожденные особи *Echinostoma caproni* существенно отличаются по уровню развития схизоцеля и количеству зародышей (Атаев и др., 2007; Исакова, 2008). Среди псилостоматид также есть виды, партениты которых рождаются с несколькими эмбрионами (Cort et al., 1948, 1949). Однако описанные нами (Исакова, 2011) новорожденные дочерние редии *Sphaeridiotrema globulus* и *Psilotrema tuberculata* не содержат зародышей, а зачаток их ГМ представлен только НК и созревающими ГК. У этих партенит обособление ГМ от паренхимы и формирование схизоцеля отнесено на постэмбриональный период. В то же время ГМ новорожденных материнских редий *Psilotrema tuberculata* состоит из множества ГК и НК, отделенных от зачатка схизоцеля пластинчатыми отростками звездчатых клеток, а около 50 % таких особей содержат эмбрион.

Итак, у ряда псилостоматид наблюдается ювенилизация редий — раннее достижение функциональной зрелости и перенос на более поздние этапы развития формирования ГМ. Причем это явление свойственно в большей степени дочерним редиям, чем материнским.

Отдельного упоминания заслуживает факт раннего завершения размножения редиями семейств Psilostomatidae, Notocotylidae и Echinostomatidae. У всех изученных нами видов после отрождения первых редий или церкарий уменьшается количество мелких эмбрионов, ГК и структурных элементов в ГМ. Это связано с тем, что еще до начала отрождения первых особей следующего поколения исчерпывается запас НК. Далее постепенно уменьшается количество ГК (часть из них уже приступила к дроблению, остальные подвергаются дегенерирации).

У редий *Echinostoma caproni* процесс образования новых эмбрионов завершается до отрождения первой особи следующего поколения или сразу после этого. Несколько позже это наблюдается у партенит *Sphaeridiotrema globulus* и *Psilotrema tuberculata*. У редий *Notocotylus imbricatus* процесс закладки новых эмбрионов более растянут во времени. Вероятно, длительное существование в ГМ недифференцированных клеток и, следовательно, более продолжительный период формирования новых особей следующего поколения у нотокотилид — вторичное явление, связанное с высокой степенью специализации этого семейства.

Важно отметить и то, что к моменту рождения в редиях *Echinostoma caproni* уже содержатся до 18 эмбрионов следующего поколения и до 9 ГК. Т. е. к этому времени реализована почти половина репродуктивного потенциала (Атаев и др., 2007; Исакова, 2008). Далее интенсивно происходит закладка остальных зародышей и ГМ, как орган размножения перестает функционировать. Т. е. для редий Echinostomatidae характерно не только раннее завершение, но и раннее начало размножения. Это может свидетельствовать о том, что в эволюции трематод к симбиотическим отношениям с моллюсками переходили зрелые черви с развитой половой системой.

Таким образом, для архаичных семейств трематод характерно раннее завершение размножения (формирования партеногенетических яиц). Кроме того, у партенит семейств Psilostomatidae и Echinostomatidae возобновление клеток стенки тела завершается до начала отрождения партенит и церкарий (Исакова, 2008). Учитывая это, можно предположить, что предки партенит, поселявшиеся в моллюсках в качестве комменсалов, были коротко живущими организмами, и только переход к паразитизму и совершенствование паразито-хозяинных отношений позволили продлить сроки их жизни и существенно увеличить плодовитость.

ТИПЫ ГЕРМИНАЛЬНЫХ МАСС

Морфология и локализация ГМ редий разнообразна. Особенности ее структуры определяются несколькими факторами. Во-первых, это таксономическая принадлежность конкретного вида партенит. Во-вторых, возраст и физиологическое состояние редий.

Наиболее примитивный тип организации ГМ описан у отдельных представителей семейства Echinostomatidae (Cort et al., 1954). Их ГМ весь период функционирования остается «впаянной» в паренхиму заднего конца тела. Она ничем не отделена от окружающих ее мышечных клеток и цитонов тегумента. Выход эмбрионов в схизоцель возможен только на небольшом протяжении границы паренхимы и полости. Подобный тип организации ГМ имеют также МС *Echinostoma caproni* (Атаев и др., 2006, 2007). Учитывая архаичность эхиностоматид, можно предположить, что это самый древний вариант организации ГМ.

У большинства изученных в этом отношении партенит ГМ закладывается как диффузный яичник, и лишь в процессе развития достигается некоторая компактизация этого образования и постепенный переход к свободному расположению в схизоцеле. Стадия же «впаянной» в паренхиму ГМ для большинства партенит — один из этапов развития этого органа. Так, редии *Echinostoma caproni*, *Sphaeridiotrema globulus*, *Psilotrema tuberculata* и *Nolocorylus imbricatus* проходят ее на завершающих этапах морфогенеза или на начальных стадиях постэмбрионального развития.

Для редий ряда Echinostomatidae, Psilostomatidae, Notocotylidae, Paramphistomatidae и некоторых других характерно обособление ГМ от окружающих ее соматических клеток пластинчатыми структурами и перемещение ее в зародышевую полость.

Среди редий наиболее обособленной от паренхимы ГМ обладают Halipegidae и некоторые виды Echinostomatidae (например, *Echinostoma caproni*). Их ГМ свободно располагаются в схизоцеле и связаны со стенкой тела одной или несколькими ножками, образованными пластинчатыми структурами. Последние, с одной стороны, являются продолжением эндоцисты, а с другой — переходят в сеть пластинчатых отростков звездчатых клеток ГМ.

Логическим завершением данного ряда все большего обособления ГМ от паренхимы являются флотирующие ГМ дочерних спороцист Strigeida и многих Plagiorchiida. В этом случае полностью утрачивается связь ГМ со стенкой тела, и она переходит к свободному перемещению в зародышевой полости.

Приведенный выше ряд отражает эволюционную схему преобразований ГМ (см. рисунок). Вероятно, в результате ювенилизации — одной из главных тенденций морфологической эволюции дигенетических сосальщиков (Galactionov, Dobrovolskij, 2003) — предки партенит утратили tunica propria, свойственную гонадам особей гермафродитного поколения. Со-

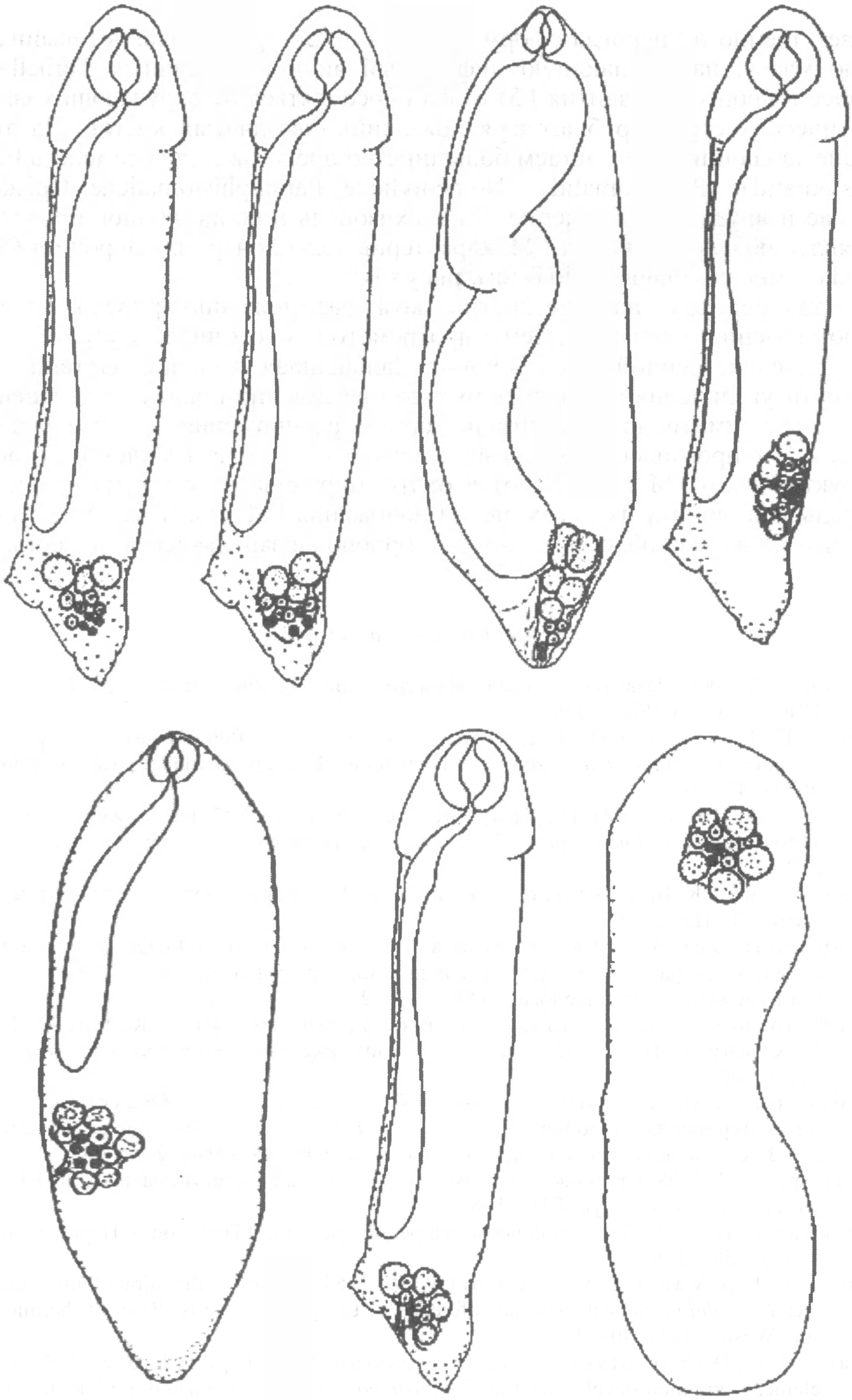

Схема расположения герминальных масс разных типов у дочерних партенит.

Scheme of germinal masses of different types localization in filial parthenites.

ответственно их некогда оформленный яичник превратился в герминальную массу, напоминающую диффузный яичник архаичных Turbellaria. Далее в процессе развития ГМ стала обособляться от окружающих ее соматических структур благодаря появлению звездчатых клеток. На этом этапе эволюции мы и застаем большинство представителей семейств Echinostomatidae, Psilostomatidae, Notocotylidae, Paramphistomatidae, Opisthorchidae и других. Выдвижение ГМ в схизоцель в конце концов привело к появлению флотирующих ГМ, характерных для дочерних спороцист (Strigeida и многие Plagiorchiida) (см. рисунок).

Итак, переход к партеногенетическому размножению привел к упрощению строения половой системы протрематод, в том числе к утрате tunica propria, свойственной гонадам марит. Дальнейшая эволюция партенит шла по пути увеличения плодовитости и соответственно привела к изменению исходно примитивной организации органа размножения — герминальной массы. Это проявилось, во-первых, в появлении звездчатых клеток, которые структурируют ГМ и защищают ее от травмирующего воздействия крупных зародышей; во-вторых, в изменении положения ГМ относительно схизоцеля, что позволило облегчить выход эмбрионов в зародышевую полость.

Список литературы

Атаев Г. Л. 2000. Развитие партенит трематод: Дис. на соис. уч. ст. д-ра. биол. наук. СПб.: Изд-во СПбГУ. 329 с.

Атаев Г. Л., Исакова Н. П., Добровольский А. А. 2006. Развитие материнских спороцист *Echinostoma caproni* (Trematoda: Echinostomatidae). Паразитология. 40 (1): 47—56.

Атаев Г. Л., Исакова Н. П., Добровольский А. А. 2007. Размножение партенит трематод *Echinostoma caproni* (Trematoda: Echinostomatidae). Паразитология. 41 (6): 512—525.

Галактионов К. В., Добровольский А. А. 1987. Гермафродитное поколение трематод. Л.: Наука. 193 с.

Добровольский А. А., Галактионов К. В., Атаев Г. Л. 2000. Особенности организации генеративного материала и динамика размножения материнских спороцист трематод. Паразитология. 34 (1): 14—24.

Добровольский А. А., Галактионов К. В., Мухамедов Г. К., Синха Б. К., Тихомиров И. А. 1983. Партеногенетические поколения трематод. Тр. ЛОЕ. 82(4): 108 с.

Добровольский А. А., Мухамедов Г. К. 1979. Некоторые особенности размножения материнских спороцист *Xiphidiocercaria* sp. 7 Odening (Trematoda, Plagiorchiata). В сб.: Экологическая и экспериментальная паразитология. 2: 42—47.

Исакова Н. П. 2008. Размножение партенит редиоидных видов трематод: Дис. на соис. уч. ст. канд. биол. наук. СПб. 196 с.

Исакова Н. П. 2011. Герминальная масса редий трематод (Trematoda). Паразитология. 45 (5): 358—366.

Ameel D. J., A. Van der Woude, Cort W. W. 1953. Studies on the miracidium of the genus *Trichobilharzia* with special reference to the germinal cells. Proceed. herminhtol. soc. Wash. 20 (1): 40—42.

Ataev G. L., Dobrovolskij A. A., Avanessian A. V., Loker E. S. 2001. Germinal elements and their development in *Echinostoma paraensei* (Trematoda) miracidia. Journ. Parasitol. 87 (5): 1160—1164.

Bednarz S. 1962. The development cycle of germ-cells in *Fasciola hepatica* L., 1758 (Trematodes, Digenea). Zool. Polon. 12 (4): 439—466.

Brooks F. G. 1930. Studies on the germ-cell cycle of Trematodes. Amer. Journ. Hyg. 12: 299—340.

Cary L. R. 1909. The life history of *Diplodiscus temporatus* Stafford, with especial reference to the development of the parthenogenetic eggs. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ont. 28. 595—659.

Chen P. D. 1937. The germ cell cycle in trematode, *Paragonimus kellicotti* Ward. Trans. Amer. Micr. Soc. 56: 208—236.

Clark W. C. 1974. Interpretation of life history pattern in the Digenea. Int. Journ. Parasitol. 4: 115—123.

Cort W. W., Ameel D. L., Van der Woude A. 1948. Studies on germinal development in rediae of the trematode order Fasciolatoidea Szidat, 1936. Journ. Parasitol. 34: 428—451.

Cort W. W., Ameel D. J., Van der Woude A. 1949. Germinal masses in redia embryos of an echinostoma and a psilostome. Journ. Parasitol. 35 6 (1): 579—582.

Cort W. W., Ameel D. J., Van der Woude A. 1954. Germinal development in the sporocysts and rediae of the digenetic trematodes. Exper. Parasitol. 3: 185—225.

Dobrovolskij A., Ataev G. 2003. The nature of reproduction of Trematodes Rediae and Sporocysts. Taxonomy, Ecology and Evolution of Metazoan Parasites. T. 1. Presses. Universitaires de Perpignan. 249—272.

Dönges J. 1973. Das Miracidium von *Isthmiophora melis* (Schrank, 1788) (Echinostomatidae). Oko. Morphol. Z. Parasitenk. 41: 215—230.

Dubois G. 1929. Les cercaires de la Region de Neuchatel. Bull. Soc. neuchatel. Sci. nat. 53: 177 p.

Faust E. C. 1917. Life history studies on Montana trematodes. Ill. Biol. Monogr. 4: 1—101.

Galactionov K. V., Dobrovolskij A. A. 2003. The biology and evolution of trematodes. An essay on the biology, morphology, life cycles, transmissions, and evolution of digenetic trematodes. Dordecht, Boston, London: Kluwer acad. publ.

Grobben G. 1882. Doliolum und sein Generations wechsel nebst Bemerkangen uber den Generationswechsel bei Acalephen, Cestoden und Trematoden. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. 4 (2): 201—298.

Haight M., Davidson D., Pasternak J. 1977a. Relationship between nuclear morphology and phases of the cell cycle during cercarial development of the digenetic trematode *Trichobilharzia ocellata.* Journ. Parasitol. 63 (2): 267—273.

Haight M., Davidson D., Pasternak J. 1977b. Cell cycle analysis in developing cercariae of *Trichobilharzia ocellata* (Trematoda, Schistosomatidae). Journ. Parasitol. 63 (2): 274—281.

James B. L., Bowers E. A. 1967. Reproduction in the daughter sporocyst of *Cercaria bucephalopsis haimeana* (Lacaze-Duthiers, 1854), (Bucephalidae) and *Cercaria dichtoma* Lebour, 1911 (non Muller) (Gymnophallidae). Parasitology. 57 (4): 607—625.

Khalil G. M., Cable R. M. 1968. Germinal development in *Philophthalmus megalurus* (Cort, 1914) (Trematoda, Digenea). Z. Parasitenk. 31: 211—231.

Leuckart R. 1882. Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels (*Distomum hepaticum*). Arch. Naturg. Berlin. 48 (1): 80—119.

Mathias P. 1925. Recherches experimentales sur le cycle evolutif de quelques trematodes. Bull. Biol. 49: 1—123.

Steenstrup J. J. S. 1842. Ueber den Generationswechsel oder die Fortpflanzung und Entwichlung durch abwechselnde Generationen, eine eigenthumliche From der Brutpflege in den niederen Thierklassen. Copenhagen. 50—110.

Whitfield P. J., Evans N. A. 1983. Parthenogenesis and asexual multiplication among parasitic platyhelmints. Parasitology. 86: 121—160.

THE NATURE OF THE GERMINAL MASS (GONAD) IN TREMATODE PARTHENITES (TREMATODA)

N. P. Isakova

Key words: parthenites, rediae, reproduction, germinal mass, Echinostomatidae, Psilostomatidae, Notocotylidae.

SUMMARY

Dynamics of reproduction of the *Notocotylus imbricatus* (Notocotylidae), *Echinostoma caproni* (Echinostomatidae), *Sphaeridiotrema globulus* and *Psilotrema tuberculata* (Psilostomatidae) rediae was examined. Forming of germinal mass in trematodes is considered and discussed on the base of literary and original data.